

Gestion écologique des nématodes phytoparasites tropicaux

Patrice Cadet

Les nématodes phytoparasites occasionnent des dégâts qui se manifestent, à l'examen microscopique, par l'apparition de cellules nécrosées dans les tissus racinaires [1, 2]. Au niveau macroscopique, à l'exception des rares espèces qui provoquent la formation de galles, les symptômes sont atypiques [3]. Les conséquences de cette action pathogène sur la plante sont extrêmement difficiles à quantifier, dans la mesure où le sol interfère entre les nématodes et la plante : le nématode s'y déplace plus ou moins facilement et la plante y puise plus ou moins d'éléments nutritifs. Il est impossible de trouver deux sols identiques dont l'un serait naturellement infesté de nématodes et l'autre non, alors que cette situation est parfaitement envisageable pour des insectes qui s'attaquent aux parties aériennes. Pour pallier cet inconvénient, certains auteurs utilisent du sol stérilisé et du sol stérilisé inoculé avec des nématodes, mais cette technique transforme radicalement le milieu et rend les résultats difficilement transposables à l'agrosystème.

Les méthodes les plus classiquement utilisées pour lutter contre les nématodes (et pour en évaluer l'impact) consistent à les éliminer directement, au moyen de nématocides, ou indirectement avec des plantes résistantes. La réponse agronomique est

généralement spectaculaire ; les rendements peuvent être multipliés par trois [4], souvent du fait que ces traitements agissent simultanément sur d'autres organismes [5] ou directement sur la physiologie de la plante [6, 7]. Comme un certain niveau de technicité est requis pour utiliser ces méthodes, les problèmes de nématodes ont surtout été étudiés pour les cultures agro-industrielles, comme la canne à sucre, les cultures maraîchères, le bananier, l'ananas, plutôt bien gérées au niveau des intrants [8, 9].

Dans le cas des systèmes de culture soudano-sahéliens destinés aux productions vivrières, comme le mil, le sorgho ou l'arachide, l'impact des nématodes est occulté par de nombreux facteurs (sécheresse, insectes, qualité des semences) dont les conséquences négatives sont si visibles qu'on peut s'interroger sur la nécessité de prendre en compte ceux dont on ne peut mesurer directement l'incidence, à plus forte raison dans le cas des nématodes dont les symptômes ne sont pas typiques. La notion de dégâts par les nématodes doit être définie par rapport à un système de culture.

Cependant, la raréfaction des apports d'intrants, et en particulier des engrais, justifie la prise en compte de tous les facteurs limitants potentiels, car aucune intervention ne peut désormais conduire à une réponse spectaculaire. Dans ce contexte, le rôle des nématodes est revalorisé, car ces parasites agissent sur la fonction assimilatrice du système racinaire, capitale pour la plante, dont il n'est plus possible de compenser les déficiences par des apports massifs de fertilisants ou de matière organique [10, 11]. Par ailleurs, il n'est plus possible d'éliminer physiquement les nématodes parasites, en

particulier dans les cultures vivrières soudano-sahéliennes, pour lesquelles il n'existe pas de variétés résistantes. Il est donc nécessaire de s'orienter vers des méthodes de gestion des nématodes et de leurs conséquences directes ou indirectes avec, comme seuls outils, la manipulation des processus biologiques ou des facteurs édaphiques de l'écosystème.

Dans le cas des nématodes, cette approche est envisageable grâce à l'exploitation de certaines de leurs caractéristiques biologiques et morphologiques qui les distinguent des autres agents pathogènes telluriques. Bien que parasites stricts, les nématodes passent toujours une partie de leur existence dans le sol [12], dépendance qui est renforcée par leur manque de mobilité. Même si les nématodes se déplacent pour atteindre une racine, la distance parcourue est limitée à quelques centimètres ou dizaines de centimètres, en rapport avec leur morphologie vermiforme et leur taille généralement inférieure au millimètre [13]. À l'inverse d'un insecte, un nématode ne peut pas s'échapper du lieu où il évolue, même si les conditions deviennent défavorables. Il réagit en développant des formes de résistance (anhydrobiose).

Cette caractéristique permet d'envisager la gestion des nématodes par des techniques identiques à celles qui sont utilisées pour faire évoluer les paramètres physico-chimiques du sol. La convergence entre nématodes et particules de sol est renforcée par le fait que ces organismes vivent dans les couches superficielles où ils sont sensibles aux processus d'érosion comme n'importe quel constituant fin, dont d'ailleurs ils se rapprochent par leur masse pondérale.

P. Cadet : Laboratoire de bio-pédologie, ORSTOM, BP 1386, Dakar, Sénégal.

Tirés à part : P. Cadet

Exploitation des relations interspécifiques « nématodes-nématodes »

La première contrainte est de trouver le moyen de lutter contre des nématodes parasites sans pouvoir en réduire le nombre. Pour pallier cette difficulté, il est apparu nécessaire d'examiner leur situation sous l'angle qualitatif car, dans les zones tropicales, les nématodes interviennent en peuplements diversifiés. Par exemple, sur la canne à sucre ou sur le mil, le sorgho, l'arachide, il est possible de rencontrer entre 2 et 12 espèces de nématodes au même endroit [14, 15]. Dans tous les peuplements de nématodes, les abondances relatives des différentes espèces sont régies par des processus de compétition, notamment lorsque les individus exploitent la même ressource énergétique. Or, l'effet pathogène des peuplements n'a pratiquement jamais été étudié en nématologie, tant il est difficile de reproduire un peuplement naturel par inoculation dans un pot des espèces qui le composent. L'analyse du phénomène se réduit généralement à l'étude artificielle de chaque espèce prise isolément [16, 17], alors que l'action du peuplement sur la plante hôte est totalement dépendante de l'environnement biotique et abiotique.

Des travaux réalisés au Sénégal ont permis d'aborder ce problème sous un angle différent, en faisant varier, d'une part, le type de sol et, d'autre part, la composition spécifique du peuplement.

Dans le premier cas, les résultats montrent que, dans un sol à texture grossière, tous les peuplements de nématodes inoculés provoquent une baisse significative de la croissance aérienne du mil par rapport au témoin non inoculé [18]. En revanche, dans un sol de jachère plus riche et à texture plus fine, les peuplements ne provoquent plus de dégâts et ces derniers ne réapparaissent que si le mil est mis en présence d'une population de *Tylenchorhynchus gladiolatus*.

Dans le second cas, l'incidence de la composition spécifique du peuplement a été étudiée sur mil, pour un sol de texture grossière. Trois espèces : *Helicotylenchus dihystera*, *T. gladiolatus* et *Pratylenchus pseudopratensis* ont été inoculées

individuellement ou en association. *T. gladiolatus* et *P. pseudopratensis*, en population monospécifique, provoquent une baisse significative de la biomasse aérienne du mil, ce qui n'est pas le cas pour *H. dihystera*. En revanche, lorsque ces espèces sont associées deux à deux, ou par trois, les peuplements constitués n'ont pas d'effet dépressif significatif sur la croissance du mil [19]. D'autres travaux ont confirmé l'effet modérateur de *H. dihystera* sur la pathogénie du peuplement auquel il appartient.

Ces résultats tendent à montrer que le contrôle de l'effet pathogène des nématodes phytoparasites n'implique pas nécessairement une réduction des effectifs. La gestion des peuplements peut conduire à des effets non négligeables dans le cadre d'un système de culture à faible apport d'intrants, la réponse étant toutefois d'une ampleur bien inférieure à ce que l'on pourrait obtenir avec des nématocides. Au demeurant, il reste à déterminer de quelles manières on peut influencer des peuplements nématologiques, dans un tel contexte socio-agronomique.

Exploitation des relations mésologiques « sol-nématodes »

Influence des facteurs abiotiques stables : type de sol

La relation « nématode-type de sol », nommée relation mésologique, est connue depuis longtemps. De nombreux auteurs ont observé que la répartition des nématodes phytoparasites est en relation avec le sol [20, 21], la présence d'une plante ne déterminant pas obligatoirement celle des espèces de nématodes qui sont capables de la parasiter. Pour une même plante, les espèces de nématodes présentes dans les sols sableux sont souvent différentes de celles que l'on rencontre dans les sols argileux [22]. Au nord de la Côte d'Ivoire, les parcelles de canne à sucre situées sur les plateaux gravillonnaires sont surtout attaquées par *Meloidogyne*, alors que celles situées sur les zones limono-argileuses en bordure des rivières le sont plutôt par *Pratylen-*

chus [23] ; Prot et Van Gundy [24] ont démontré expérimentalement l'influence de la texture du sol (teneur en argile) sur le déplacement de *Meloidogyne*. Il existe parfois des différences spécifiques : au sud de la Martinique, les vertisols (sols à argile de type smectite) ne renferment qu'une seule espèce d'*Helicotylenchus*, *H. retusus*. Celle-ci n'est jamais présente dans les andosols (sols à minéraux argileux de type allophane) situés à faible distance, mais on y trouve *H. erythrinae* ou *H. dihystera* [25]. Or, ces espèces ectoparasites, morphologiquement comparables, sont présentes sur une même plante, par exemple la tomate, cultivée sur toute l'île.

Les relations concernant des différences de texture du sol présentent cependant peu d'intérêt, du fait qu'il s'agit de caractères stables qu'il n'est pas réellement possible de modifier sur le terrain. Il existe cependant un exemple en Afrique du Sud, dans la région Umfolozi, où les planteurs de canne à sucre ont pu accroître le taux d'argile du sol superficiel en faisant remonter en surface l'horizon argileux profond recouvert par des sables apportés par les crues, ce qui a fait ainsi disparaître durablement les problèmes de nématodes inféodés aux sols sableux [26].

Influence des facteurs abiotiques instables

D'autres auteurs se sont intéressés aux facteurs chimiques. Les fortes concentrations en sels minéraux (KNO_3 , NaCl , $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$, MgSO_4), ont un effet répulsif sur *Meloidogyne*, mais ce comportement n'est pas généralisable à toutes les espèces de nématodes [27]. Une protection de 86 à 91 % de plants de tomate contre *M. incognita* a été obtenue par apport de quatre nitrates et d'un sulfate. Indépendamment du mode d'action de ces sels, ces résultats indiquent que l'on peut contrôler une population de nématodes en manipulant des facteurs environnementaux abiotiques [28].

Sur cette base, nous sommes intéressés à l'hétérogénéité de la répartition des nématodes dans les champs. Les compétitions interspécifiques sont généralement évoquées pour expliquer cette situation, mais on peut également émettre l'hypothèse selon laquelle des variations spatiales de teneur en certains éléments physico-chimiques de l'horizon superficiel du sol pourraient aussi intervenir. Les

observations effectuées à la Martinique dans des champs constamment cultivés en canne à sucre sur des sols argileux, où le terrain a été nivelé mécaniquement dans les années 70 (« remodelage »), confirment cette hypothèse [29]. Dans les zones « remodelées », l'affleurement d'horizons profonds engendre l'apparition et le maintien de peuplements composés des mêmes espèces que celles des situations remodelées, mais en proportions différentes. Ces situations offrent un bon support pour déterminer les facteurs édaphiques qui pourraient être impliqués dans ces variations spatiales des peuplements nématologiques.

Les résultats obtenus confirment que les variations spatiales de texture des horizons superficiels peuvent expliquer l'hétérogénéité de l'abondance des nématodes entre différents points d'une même parcelle. Mais l'analyse montre aussi que, pour certaines espèces, cette hétérogénéité est parfois associée à des variations dans la teneur en bases échangeables. Sur canne à sucre, les populations de *H. erythrinae* sont plus importantes dans les échantillons où la teneur en calcium échangeable est élevée [30] (figure 1). Mais, alors que pour les nématodes le rapport des densités est de 1 à 10, l'écart n'est que de 20 % pour le calcium. Pour *Pratylenchus zae*, la situation inverse est observée pour le calcium ou pour le pH, mais avec des écarts de plus faible amplitude pour les nématodes : respectivement 3 et 1 à 2. Hormis le calcium, ce type de relation a été aussi trouvé avec le magnésium pour *Pratylenchus coffeae* sur l'igname [31].

En d'autres termes, il faudrait théoriquement accroître la teneur en calcium échangeable de 20 % environ dans ces champs pour que les populations de *Pratylenchus* diminuent considérablement. Cet objectif n'apparaît pas complètement utopique puisque les différences de teneurs en calcium entre zones infestées et peu infestées en *Pratylenchus* ne représentent que 35 % environ de l'amplitude maximale naturelle des teneurs en calcium dans ces parcelles de canne à sucre. En agissant sur certains éléments chimiques du sol, et dans une échelle compatible avec l'équilibre écologique du milieu (puisqu'elle est incluse entre les teneurs minimum et le maximum observées localement), il pourrait donc être possible d'influencer certaines populations de nématodes et par conséquent, par le jeu des relations interspécifiques, de modifier la structure du peuplement.

Exploitation des facteurs biotiques

Jachères et rotations

L'assolement est exploité depuis fort longtemps pour gérer l'abondance des nématodes et pour améliorer certains paramètres physico-chimiques du sol. La jachère restaure la structure du sol ou accroît le taux de matière organique [32, 33] ; elle est largement utilisée pour lutter contre les nématodes [34], avec pour objectif d'éliminer physiquement ces parasites qui sévissent sur la culture pratiquée en alternance. Par exemple, trois ans de culture de *Panicum maximum* permettent de faire disparaître les *Meloidogyne*, parasites extrêmement pathogènes des cultures maraîchères [35], tout en favorisant le développement d'autres espèces de nématodes, dont l'incidence semble négligeable sur ces cultures.

C'est le cas de la jachère pratiquée dans le bassin arachidier sénégalais, qui consiste à abandonner le champ à la végétation naturelle [36]. Sur le plan quantitatif, si tous les nématodes phytoparasites sont additionnés, cette pratique provoque un accroissement de la densité de nématodes ; en effet, les espèces qui sévissaient dans les champs cultivés ont fortement régressé ou disparu mais elles sont remplacées par d'autres [37]. Ainsi, dans la région de Sonkorong, la richesse spécifique en espèces abondantes dans les champs cultivés, qui est en moyenne de 6, passe à 12 dans une jachère de 10 ans et à 13 dans une forêt. Expérimentalement, le mil se développe un peu moins bien dans les pots de sol cultivé infesté que dans le même sol non infesté, situation classiquement constatée lorsqu'une plante est attaquée par des parasites [38]. Mais paradoxalement, c'est l'inverse qui se produit dans le sol de jachère, où le mil se développe mieux en présence du peuplement qui s'établit après 15 ans de jachère, que dans ce même sol non infesté : l'accroissement du nombre d'espèces et d'individus de nématodes fait diminuer l'effet pathogène global.

Organismes antagonistes

Parmi les facteurs susceptibles d'agir sur les nématodes figurent les organismes antagonistes, agents très spécifiques [39] qui ont été essentiellement étudiés dans les cas de pullulation à caractère monospécifique (c'est-à-dire pour les cultures

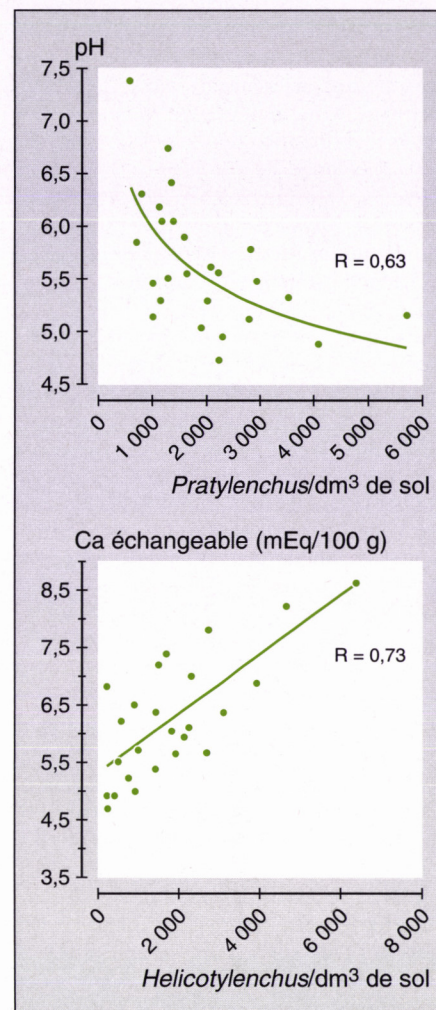


Figure 1. Évolution de la densité d'infestation des cannes à sucre par *Pratylenchus zae* en fonction du pH et par *Helicotylenchus erythrinae* en fonction de la teneur en calcium échangeable à la Martinique.

Figure 1. Variations in densities of *Pratylenchus zae* and *Helicotylenchus erythrinae* infesting sugarcane, according to pH and exchangeable calcium levels in Martinique.

maraîchères attaquées par *Meloidogyne*). Cette lutte biologique est fondée sur l'apport d'organismes antagonistes virulents comme un intrant.

Les observations faites sur des champs de mil et des jachères au Sénégal ont révélé l'omniprésence de certains agents antagonistes des nématodes, comme les actinomycètes *Pasteuria* spp. ou certains champignons nématophages, mais en abondance trop faible pour agir comme facteurs de régulation. Comme il est exclu d'introduire artificiellement de tels organismes, il faut renforcer l'efficacité

de ceux qui sont présents, en agissant sur les facteurs du milieu. Des résultats ont été obtenus au Sénégal pour le modèle « cultures maraîchères – *Meloidogyne* » [40]. L'abondance de *Pasteuria penetrans* et la virulence de cet agent vis-à-vis de *Meloidogyne* étaient corrélées à certains facteurs physico-chimiques et biologiques telluriques. La teneur en argile et la capacité d'échange cationique du sol influencent le maintien de la bactérie dans le sol et les réactions électro-chimiques à l'origine de la fixation de la spore sur la cuticule du nématode, tandis que des bactéries auxiliaires appartenant au groupe des *Pseudomonas* fluorescents catalysent l'attachement des spores de *Pasteuria* sur les nématodes [41]. Hormis ces organismes, qui s'attaquent directement aux nématodes, il en existe d'autres dont la présence perturbe indirectement leur développement. Il s'agit des mycorhizes [42] ou des bactéries rhizoprotectrices [43, 44], dont l'efficacité peut être amplifiée selon le même principe. Il existe donc de multiples moyens écologiques d'influencer les relations interspécifiques au sein du peuplement nématologique et d'en modifier la structure spécifique en vue d'une atténuation des effets pathogènes globaux. Cependant, le bénéfice de ces méthodes ne se mesure pas sur le court terme, à l'échelle de la récolte, mais sur le long terme et de ce fait, à l'exception de la jachère, elles seront probablement difficiles à promouvoir chez les paysans.

Exploitation de la relation « nématodes-eau de ruissellement »

Les nématodes s'apparentent très largement à des particules de sol et cette convergence est renforcée dans les régions soudano-sahéliennes où le contraste entre saison sèche et saison des pluies les conduit à développer des formes de résistance comme l'anhydrobiose qui leur confère une inertie totale [45] et les rend manipulables comme des particules de sol. Enfin, comme ils sont essentiellement localisés dans les couches superficielles du sol [46, 47], les nématodes sont sensibles au ruissellement (ils sont de masse équivalente à celle d'un

Tableau 1

Comparaison des quantités estimées de nématodes transportés avec le sol érodé et avec les eaux des ruissellements successifs intervenus au cours de la saison des pluies (nématodes phytoparasites importants pour les plantes cultivées)

Infestation moyenne du sol sur le bassin versant	3 317 nématodes/dm ³
Nombre de nématodes emportés par les eaux de ruissellement	127,1.10 ⁶
Nombre estimé de nématodes dans les 18,6 t de sol érodé (d = 1,4) sur le bassin versant	44,1.10 ⁶
Rapport $\frac{\text{Nb observé dans l'eau}}{\text{Nb estimé dans le sol}}$	2,88

Nb : nombre de nématodes.

Comparison of estimated quantities of nematodes carried with eroded soil and with the successive runoff waters during the rainy season (plant-parasitic nematodes important for crops)

grain de sable fin). Des travaux réalisés au Sénégal sur le bassin versant de Thyssé Kaymor montrent que de grandes quantités de nématodes sont emportées par les eaux [48], surtout au début de la saison des pluies. Les parasites seront donc transportés dans des parcelles remises en culture après jachère, au moment où les plantes sont jeunes et particulièrement vulnérables. Ce phénomène est aggravé du fait que les nématodes ne semblent pas être véhiculés passivement avec le sol érodé et seraient environ trois fois plus sensibles à l'érosion hydrique que les particules de sol (tableau 1).

La dissémination des nématodes et des parasites en général est un phénomène qu'il convient de combattre, au même titre que l'érosion. Cependant les aménagements édifiés pour éliminer le transport des particules de sol n'empêchent pas le passage de l'eau et donc des nématodes. Il n'existe aucun moyen de préve-

nir entièrement cette dissémination sur un bassin versant, mais on peut en limiter les conséquences.

D'une part, en gérant la disposition des parcelles sur le bassin versant par rapport au cheminement du ruissellement ; on s'assure qu'une parcelle mise en culture après jachère n'est pas disposée à l'aval d'une parcelle cultivée depuis plusieurs années, où les espèces pathogènes de nématodes se sont multipliées et risquent d'être transportées sur le nouveau champ. L'inverse ne poserait pas de problème, ni le transfert des nématodes d'une parcelle de jachère à un champ qui pourrait même accroître la biodiversité et réduire l'effet pathogène du peuplement ou de certaines populations.

D'autre part, si le ruissellement transporte des nématodes, il est probable qu'il transporte d'autres organismes (bactéries, champignons...) dispersés de la même manière à l'échelle du bassin versant, de sorte qu'en favorisant le développement de

Photo 1. Haie séparant les parcelles cultivées dans la région de Thyssé Kaymor (sud du bassin arachidier sénégalais).

Photo 1. Hedge dividing fields in the Thyssé Kaymor region (south of the Senegalese peanut growing area).



certaines organismes sur des sites particuliers situés sur le passage des eaux de ruissellement, leur contenu biologique pourrait être manipulé et enrichi. Les zones de jachère (au demeurant de plus en plus rares), les écotones en général et notamment les haies sont incontestablement des lieux privilégiés pour atteindre cet objectif (photo 1). Sur le bassin versant, ils peuvent servir de réservoir et de support permanent au développement des agents antagonistes. Dans l'optique proposée, l'accent devrait être mis sur les organismes polyvalents, agissant à la fois sur la vigueur de la plante et contre le facteur pathogène. C'est effectivement le cas des bactéries *Burkholderia* (fixateurs libres d'azote), dont certaines souches sont susceptibles d'avoir une action dépressive sur les nématodes [49], des *Azospirillum*, connus pour leurs effets PGPR (*Plant Growth Promoting Rhizobacteria*) et leur effet inhibiteur sur la germination du striga [50], des bactéries auxiliaires des processus de symbiose et d'antibiose [51] qui peuvent aussi avoir une action rhizoprotectrice, des champignons mycorhiziens dont l'effet antagoniste se double d'une stimulation de l'assimilation du phosphore par la plante hôte [52] et des champignons prédateurs qui, outre la capture des nématodes, ont un rôle dans la solubilisation des phosphates naturels (Duponnois, comm. pers.).

Le recours au ruissellement pour disperser des organismes présente plusieurs avantages qui contribuent à le faire apparaître non plus comme un processus totalement négatif, mais bien comme un vecteur de fertilité. Par exemple, l'action des organismes antagonistes pourrait être renforcée, dans la mesure où les parasites et les agents chargés de les combattre seront abandonnés aux mêmes endroits.

Nématodes : indicateurs biologiques

L'ensemble des caractéristiques sur lesquelles s'appuie l'élaboration des méthodes écologiques pour atténuer l'effet pathogène des nématodes repose sur le fait que leurs cycles biologiques se déroulent alternativement dans le sol et au contact ou à l'intérieur d'une plante, que ce soit pour les endoparasites ou pour les ectoparasites. Cette double dépendance leur confère une grande sen-

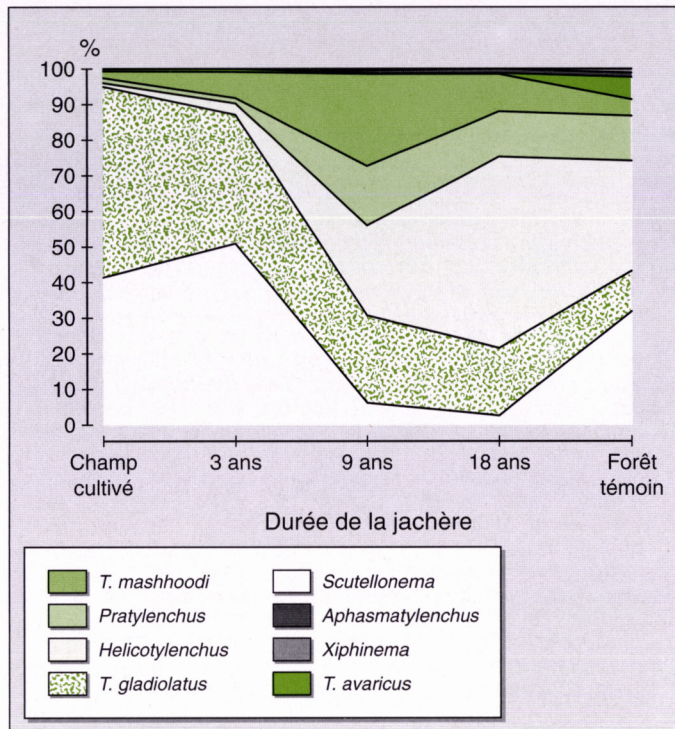


Figure 2. Évolution de la structure spécifique des peuplements de nématodes à partir d'une étude synchronique de l'influence du temps de jachère dans la région de Thyssé Kaymor (sud du bassin arachidier sénégalais).

Figure 2. Pattern concerning the specific structure of nematode communities based on a synchronic study of fallow duration in the Thyssé Kaymor region (south of the Senegalese peanut growing area).

sibilité par rapport aux perturbations qui peuvent survenir dans ces deux milieux. De plus, l'impact de ces perturbations sur les nématodes se manifeste non seulement en termes quantitatifs, mais aussi en termes qualitatifs grâce à l'existence de peuplements fortement diversifiés. L'étude des nématodes pourrait per-

mettre de prédire des changements dans les écosystèmes avant que ceux-ci n'aient des répercussions chez les organismes supérieurs et cet aspect d'indicateur biologique est d'ailleurs utilisé pour la surveillance de zones naturelles fragiles comme les dunes [53] ou pour détecter des traces homéopathiques de pollution

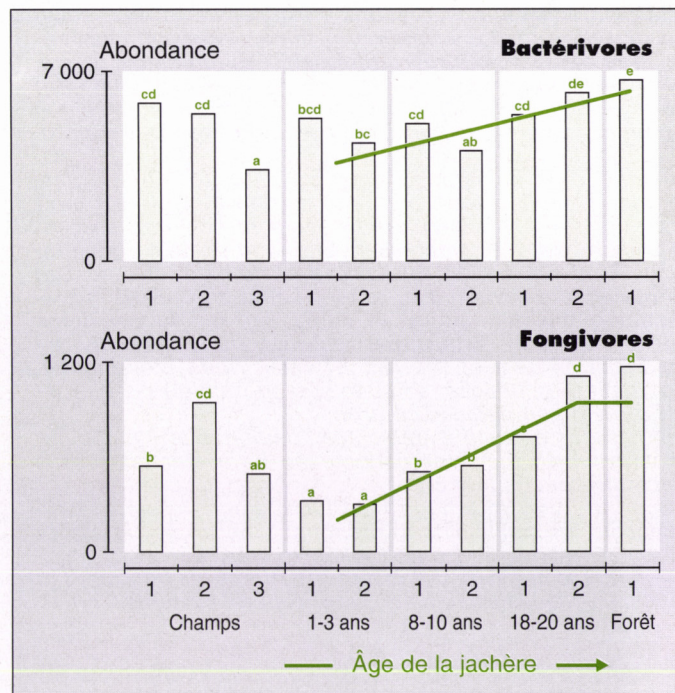


Figure 3. Abondance des nématodes bactérivores ou fongivores, fortement inféodés à la présence de matière organique, en fonction de l'âge de la jachère. Les colonnes qui portent la même lettre ne sont pas statistiquement différentes; $p < 0,05$; test de Wilcoxon. La courbe en gras matérialise l'évolution de la tendance. 1,2,3 : répétitions.

Figure 3. Abundance of bacteriophagous or fungivorous nematodes highly dependent on organic matter, according to fallow age. Columns with the same letters are not different; $P < 0,05$; Wilcoxon test. The bold curve represents changes in the trend. 1,2,3 : replicates.

Summary

Ecological management of tropical plant-parasitic nematodes

P. Cadet

Phytophagous nematodes cause damage which is difficult to measure because edaphic factors interfere with parasite-plant relationships: nematodes move more or less easily and the plant takes up more or less water and nutrients. For industrial crops (high input), the use of resistant plants or nematicides will increase yields. However, in Sudano-Sahelian food crop systems, with characteristically erratic inputs, the notion of nematode-induced damage is questioned because it is masked by many other limiting factors, mainly climatic risk. Without inputs (e.g. fertiliser), no single action can dramatically improve yields. In this situation, the impact of nematodes is exacerbated because these parasites impair the assimilation function of root systems, which cannot be corrected by massive fertilizer or organic matter inputs. It is thus necessary to manage nematodes, and their direct and indirect effects, by manipulating biological processes or taking advantage of already existing edaphic conditions.

*Research conducted in Senegal revealed that all nematode communities (excluding *Helicotylenchus dihystrera*) present in coarse textured soil decrease millet growth as compared to uninoculated control plants, while no damage is caused in finer textured soil. In coarse textured soil, populations of *Tylenchorhynchus gladiolatus* or *Pratylenchus pseudopratensis* (but not *H. dihystrera*) decrease millet biomass. However, when *H. dihystrera* is combined with one (or both) other species, there is no depressive effect on millet growth. *H. dihystrera* seems to moderate the pathogenicity of the nematode community to which it belongs.*

The plant-parasitic nematode distribution is related to the type of soil. The mere presence of the plant does not necessarily determine which nematode species will occur in the soil, but it would be difficult to make use of such relationships due to the impossibility of modifying soil texture in fields.

High concentrations of mineral salts (KNO_3 , $NaCl$, $Ca(NO_3)_2$, $MgSO_4$) have a repellent effect on certain nematodes. Local variations in texture and exchangeable base levels could therefore explain the heterogeneity in nematode numbers at different spots in the same field (Figure 1). Manipulating soil chemical elements, at a scale that will not upset the environmental balance, could therefore influence certain nematode populations.

*Fallowing is known to restore the soil structure, increase organic matter levels and control nematodes. Fallow, as carried out in the Senegalese peanut growing area, increases nematode density and diversity (Figure 2), which in turn seem to reduce the pathogenic effects of the nematode community. Concerning antagonistic organisms, observations on millet fields and fallow land in Senegal showed widespread distribution of the actinomycete *Pasteuria* spp., of helper bacteria belonging to the fluorescent *Pseudomonas* group, of rhizobacteria, mycorrhizae and predatory fungi. However, densities of each of these organisms are too low to regulate nematode populations. Research is needed to find out which environmental factors would enhance their efficiency.*

In their inert anhydrobiotic form, nematodes are comparable to soil particles: they weigh about the same as fine sand and are carried in surface runoff water. Localized in the top soil layer, nematodes seem to be more susceptible to erosion than soil (Table 1). In small-scale Sudano-Sahelian agriculture, there is no single way of preventing the spread of nematodes through watersheds, and this movement (inherent to runoff) could be utilized in two ways: firstly, by managing the distribution of cultivated and fallow fields according to the pathway of runoff within the catchment; and secondly, by manipulating the biological content of the runoff water when crossing fallows or ecotones in general (e.g. hedges) so as to spread multipurpose organisms useful for plant growth and parasite control.

The dependence of nematodes on both suitable soil conditions and particular plants, and the ease with which their populations can be evaluated, makes them useful biological indicators (Figure 3).

All of these aspects open the way to a huge field for strategic research, with enormous potential benefits for smallholders throughout the tropics and subtropics. The potential widespread use of runoff water to carry beneficial organisms is of particular interest, along with the use of nematodes as indicators of soil fertility and for evaluating the sustainability of agricultural systems.

Cahiers Agricultures 1998 ; 7 : 187-94

[54]. Il a récemment été montré au Sénégal que la structure spécifique des peuplements de nématodes des jachères dépendait moins des fluctuations saisonnières que de l'âge de la jachère ou du degré d'anthropisation (figure 2). Les autres groupes trophiques (nématodes bactériovores ou fongivores) sont également de bons indicateurs de fertilité, dans la mesure où ils se développent au détriment des bactéries ou des champignons associés à la présence de matière organique (figure 3). Enfin, l'origine des eaux de ruissellement pourrait être déduite de la présence d'espèces originales, inféodées à des milieux particuliers ou disposées volontairement sur le bassin versant, dans le but de cartographier les chemins suivis par l'eau.

Cependant, pour être réellement efficace, un indicateur biologique doit être facilement quantifiable. C'est le cas des nématodes, organismes multicellulaires les plus abondants dans le sol (de 1 à 5 millions par m^2), dont l'échantillonnage s'accommode du prélèvement de faibles quantités de sol, ce qui n'est pas perturbant pour l'écosystème. Certaines méthodes d'extraction des nématodes du sol sont par ailleurs rustiques et peu onéreuses puisqu'elles ne nécessitent que de l'eau [55] ; de plus, leur taille semi-microscopique facilite leur observation.

Conclusion

Même si les petits paysans des régions tropicales n'en ont pas toujours conscience, les nématodes constituent un facteur limitant non négligeable des rendements des cultures, en particulier lorsque les apports d'intrants sont fortement réduits. Cet impact des nématodes peut être considérablement atténué par la gestion de leurs peuplements, sans nécessairement les éliminer, en agissant sur leur environnement biotique et abiotique. Certaines techniques culturales (jachère, organisation spatiale des parcelles) ainsi que les potentialités de dispersion de matériaux biologiques par le ruissellement peuvent contribuer à ce résultat. Tous ces aspects ouvrent des champs de recherche stratégique considérables, notamment de par le caractère universel du ruissellement et la présence ubiquiste des nématodes, qui permet d'envisager leur utilisation comme indicateurs de la fertilité ou de la durabilité d'un système de culture ■

Remerciements

L'auteur remercie le professeur D. Debouzie ainsi que les docteurs G. Fabres et V.W. Spaul pour leurs conseils.

Références

1. Dropkin V. The necrotic reaction of tomatoes and other host resistant to *Meloidogyne*: Reversal by temperature. *Phytopathology* 1969; 59: 1632-7.
2. Mateille T. Comparative host tissue reactions of *Musa acuminata* (AAA group) cvs Poyo and Gros Michel roots to three banana-parasitic nematodes. *Ann Appl Biol* 1994; 124: 65-73.
3. Luc M, Sikora RA, Bridge J. *Plant parasitic nematodes in subtropical and tropical agriculture*. Wallingford, UK: CAB International Institute of Parasitology, 1990; 629 p.
4. Germani G, Baujard P, Luc M. *La lutte contre les nématodes dans le bassin arachidier sénégalais*. Paris: ORSTOM, 1985; 16 p.
5. Cadet P. Les nématodes et la fatigue des sols sous culture sucrière au Burkina Faso. *Nematologia* 1990; 35: 355-65.
6. Germani G. Action du Furadan sur le développement végétatif de l'arachide. *Oléagineux* 1979; 34: 457-8.
7. Baujard P, Martiny B, Jacob Y, Ferret R. Phytostimulation de l'arachide par un nématicide fumigant, le dibromochloropropane (DBCP). In: *C.R. 2^e Réunion. Rég. ICRISAT Arachide Afrique de l'Ouest*. 11-14 septembre 1990, Niamey, Niger, 1991; 46 p.
8. Spaul VW, Donaldson RA. Relationship between time of nematocidal application, numbers of nematodes and response to treatment in ratoon sugarcane. *Proc South Afr Sugar Technol Ass* 1983; 57: 123-7.
9. Rodriguez-Kabana R, Robertson DG, King PS. Comparison of methyl bromide and other nematocides for control of nematodes in peanut. *Ann Appl Nematol* 1987; 1: 56-8.
10. Fortuner R. Fertilisation du riz et dégâts causés par le nématode *Hirschmanniella oryzae* (Van Breda de Haan) Luc & Goodey. *CR Hebd Séanc Acad Agric Fr* 1977; 63: 624-30.
11. N'Diaye SB, Delhove G, Dewez, B, Lo C, Gérard M, Cadet P. Influence des mottes de compost sur le développement des nématodes phytoparasites et la croissance de la tomate au Sénégal. *Agronomie Africaine* 1997; 9: 15-28.
12. Luc M, Hunt DJ, Machon JE. Morphology, anatomy and biology of plant parasitic nematodes. - a Synopsis. In: Luc M, Sikora RA, Bridge J, eds. *Plant parasitic nematodes in subtropical and tropical agriculture*. Wallingford, UK: CAB International Institute of Parasitology, 1990: 1-44.
13. Prot JC. Recherches concernant le déplacement des juvéniles de *Meloidogyne* spp. vers les racines. *Cah ORSTOM, Sér. Biol* 1975; 10: 251-62.
14. Spaul VW, Cadet P. Nematodes parasites de sugarcane. In: Luc M, Sikora RA, Bridge J, eds. *Plant parasitic nematodes in subtropical and tropical agriculture*. Wallingford, UK: CAB International Institute of Parasitology, 1990; 461-91.
15. Baujard P, Martiny B. Characteristics of the soil nematode populations from the peanut cropping area of Senegal, West Africa. *J Afr Zool* 1995; 109: 51-69.
16. Baujard P, Martiny B. Ecology and pathogenicity of the *Hoplolaimidae* (Nemata) from the sahelian zone of West Africa. 4. The genus *Aphasmatylenchus* Sher, 1965. *Fund Appl Nematol* 1995; 18: 355-60.
17. Baujard P, Martiny B. Ecology and pathogenicity of the *Hoplolaimidae* (Nemata) from the sahelian zone of West Africa. 2. Laboratory studies on *Scutellonema cavenessi* Sher, 1964. *Fund Appl Nematol* 1995; 18: 335-45.
18. Villenave C, Cadet P, Pate E, N'Diaye N. Microcosm experiments on the development of different plant parasitic nematode fauna in two soils from the Soudanese-Sahelian zone of West Africa. *Biol Fert Soil* 1997; 24: 288-93.
19. Villenave C, Cadet P. Interaction of *Helicotylenchus dihystera*, *Pratylenchus pseudopratensis*, and *Tylenchorhynchus gladiolus* on two plants from the soudano-sahelian zone of West Africa. *Nematropica* 1998 (sous presse).
20. Seinhorst JW. Population studies on stem eelworms (*Ditylenchus dipsaci*). *Nematologica* 1956; 1: 159-64.
21. Quénéhervé P. Populations of nematodes in soils under bananas, cv. Poyo, in the Ivory Coast. 2- Influence of soil texture, pH and organic matter on nematode populations. *Rev Nématol* 1988; 11: 245-51.
22. Estioko RV, Reyes TT. Population dynamics of plant-parasitic nematodes associated with sugarcane in Negros Occidental in relation to soil type and weather pattern. *Proc Philippine Sugar Technol Ass* 1984; 31: 235-52.
23. Cadet P, Debouzie D. Évolution spatio-temporelle d'un peuplement de nématodes parasites de la canne à sucre. *Rev Nématol* 1990; 13: 77-88.
24. Prot JC, Van Gundy SD. Effect of soil texture and the clay component on migration of *Meloidogyne incognita* second-stage juveniles. *J Nématol* 1981; 13: 213-7.
25. Cadet P, Van Den Berg E, Delatte A, Fiard JP. Comparaison de quelques peuplements nématologiques des petites Antilles. *Biogéographica* 1994; 70: 125-38.
26. Anonyme. Growing sugarcane on the recent sands. *South Afr Sugar J* 1982; 66: 369-70.
27. Prot JC. Influence of concentration gradients of salts on the behaviour of four plant parasitic nematodes. *Rev Nématol* 1979; 2: 11-6.
28. Le Saulx R, Quénéhervé P. Preliminary bioassay screening of ten salt barriers against *Meloidogyne incognita* for tomato plant-protection. *Nematropica* 1997; 26: 285.
29. Cadet P, Albrecht A. Le remodelage des terres à la Martinique. 3. Effet sur le peuplement de nématodes parasites de la canne à sucre en relation avec la croissance végétale. *Cah ORSTOM, Sér. Pedol* 1992; 27: 49-58.
30. Cadet P, Thioulouse J, Albrecht A. Relationships between ferrisil properties and the structure of plant parasitic nematode communities on sugarcane in Martinique (French West Indies). *Acta Oecologica* 1994; 15: 767-80.
31. Cadet P, Thioulouse J. Identification of soil factors that relate to plant parasitic nematode communities on tomato and yam in the French West Indies. *Appl Soil Ecology* 1998; sous presse.
32. Greenland DJ, Nye PH. Increases in carbon and nitrogen contents of tropical soils under natural fallows. *J Soil Science* 1959; 10: 284-99.
33. Feller C, Lavelle P, Albrecht A, Nicolardot B. La jachère et le fonctionnement des sols tropicaux: rôle de l'activité biologique et des matières organiques. Quelques éléments de réflexions. In: Floret, Serpantié G, eds. *La jachère en Afrique de l'Ouest*. Paris: ORSTOM, Collection Colloques et Séminaires, 1993: 15-32.
34. Weaver DB, Kabana RR, Carden EL. Comparison of crop rotation and fallow for management of *Heterodera glycines* and *Meloidogyne* spp. in soybean. *J Nematol* 1995; 27 (suppl.): 585-91.
35. Netscher C. A crop rotation to control root-knot nematodes in the tropics. *Int Nematol Network Newsletter* 1985; 2: 14-5.
36. Lericollais A, Milleville P. La jachère dans les systèmes agro-pastoraux Sereer au Sénégal. In: Floret, Serpantié G, eds. *La jachère en Afrique de l'Ouest*. Paris: ORSTOM, Collection Colloques et Séminaires, 1993: 133-46.
37. Pate E. *Analyse spatio-temporelle des peuplements de nématodes phytoparasites dans les systèmes de culture à jachère au Sénégal*. Thèse de doctorat. Université Claude-Bernard, Lyon, France, 1997; 208 p.
38. Cadet P, Bois JF. Pathogenic effect of two communities of plant parasitic nematodes on vegetative growth of millet in Senegal (Abstr.). *Afr Plant Protection* 1997; 3: 120.
39. Phillips MS, Duponnois R, Fargette M, Gimeno L. Specificity of *Pasteuria penetrans* attachment to *Meloidogyne* spp. *Nematropica* 1996; 26: 217.
40. Mateille T, Duponnois R, Diop MT. Influence des facteurs telluriques abiotiques et de la plante hôte sur l'infection des nématodes phytoparasites du genre *Meloidogyne* par l'actinomycète parasitoïde *Pasteuria penetrans*. *Agronomie* 1995; 15: 581-91.
41. Duponnois R, Bâ AM. Influence of the microbial community of a sahel soil on the interactions between *Meloidogyne javanica* and *Pasteuria penetrans*. *Nematologica* 1998; sous presse.
42. Duponnois R, Cadet P. Interactions of *Meloidogyne javanica* and *Glomus* sp. on growth and N₂ fixation of *Acacia seyal*. *Afro-Asian J Nematology* 1994; 4: 228-33.
43. Sikora RA. *Interrelationship between plant health promoting rhizobacteria, plant parasitic nematodes and soil microorganisms*. Mededelingen van de Faculteit Landbouwwetenschappen, Rijksuniversiteit, Gent, Belgium. 1988; 53: 867-78.
44. Villenave C, Duponnois R. Influence of the native soil microflora on the reproduction of *Helicotylenchus dihystera* and its pathogenicity on Millet. *Nematologica* 1998; 44: 195-206.
45. Demeure Y. Biology of the plant parasitic nematode *Scutellonema cavenessi* Sher, 1964: anhydrobiosis. *Rev Nématol* 1980; 3: 283-9.
46. Wasilewska L. Vertical distribution of nematodes in the soil of dunes in the kampinos forest. *Zeszyty Problemowe Postepow Nauk Rolniczych* 1974; 154: 203-12.
47. Harris RHG. Studies of nematode populations in sugarcane soil profiles. *Proc South Afr Sugar Technol Ass* 1975; 49: 164-70.
48. Cadet P, Albergel JA. Preliminary study of nematode spread by surface rainwater in the soudano-sahelian zone of Senegal (Abstr.). *Afr Plant Protection* 1996; 2: 85.
49. Trân Van V, Berge O, Balandreau J, Ngo Ké S, Heulin T. Isolement et activité nitrogénasique de *Burkholderia vietnamiensis*, bactérie fixatrice d'azote associée au riz (*Oryza sativa* L.) cultivé sur un sol sulfaté acide du Viêt-nam. *Agronomie* 1996; 16: 479-91.

50. Kabir MM, Faure D, Heulin T, Achouawk W, Bally R. *Azospirillum* populations in soils infested by a parasitic weed (*Striga*) under Sorghum cultivation in Mali, West Africa. *Eur J Soil Biol* 1996 ; 32 : 157-63.

51. Duponnois R, Garbaye J, Bouchard D, Churin JL. The fungus-specificity of mycorrhization helper bacteria (MHBs) used as an alternative to soil fumigation for ectomycorrhizal inoculation of bare-root Douglas-fir planting stocks with *Laccaria laccata*. *Plant & soil* 1993 ; 157 : 257-62.

52. Guissou T, Bâ AM, Oudba JM, Guinko S, Duponnois R. Responses of *Parkia biglobosa* (Jacq.) Benth, *Tamarindus indica* L. and *Zizyphus mauritiana* Lam. to arbuscular mycorrhizal fungi in a phosphorus-deficient soil. *Biology & Fertility of Soils* 1998 ; 26 : 194-8.

53. De Goede RGM, Georgieva SS, Verschoor BC, Kamerman JW. Changes in nematode community structure in a primary succession of blow-out areas in a drift sand landscape. *Fundam Appl Nematol* 1993 ; 16 : 501-13.

54. Sturhan D. Influence of heavy metals and other elements on soil nematodes. *Nematologica* 1986 ; 9 : 285-314.

55. Seinhorst JW. Modification of the elutriation method for extracting nematodes from soil. *Nematologica* 1962 ; 8 : 117-28.

Résumé

Dans le cas des systèmes de culture extensifs soudano-sahéliens, les intrants et les recommandations agronomiques étaient essentiellement destinés à lutter contre les facteurs limitants les plus apparents, au détriment des moins évidents, comme les nématodes dont les symptômes sont atypiques. Mais la disparition de ces intrants et l'emploi très irrégulier d'engrais ont nivelé cette distorsion du fait que les nouvelles méthodes sont orientées vers une gestion globale de la fertilité du milieu. Dans le cas des nématodes, la principale difficulté provient du fait que, sans nématicide, il faut désormais lutter contre des parasites sans pouvoir en réduire le nombre. Cependant, leur effet pathogène peut être atténué en modifiant la structure spécifique de leur peuplement. Les relations mésologiques sol-

nématodes, certaines pratiques culturales comme la jachère qui exploitent les relations hôtes-parasites, ou encore les organismes antagonistes figurent parmi les facteurs susceptibles d'agir sur l'équilibre des espèces au sein des peuplements de nématodes. Leur mise en œuvre, à l'échelle du bassin versant, pourrait être facilitée en exploitant la propriété qu'a le ruissellement de transporter des matériaux (comme les particules de sol) ou des organismes (notamment des nématodes). Une organisation spatiale de l'occupation des parcelles sur le bassin versant en fonction du passage de l'eau de ruissellement pourrait probablement limiter la réinfestation précoce des champs cultivés après une jachère. La dépendance des nématodes vis-à-vis des plantes et du sol ainsi que leur présence dans les eaux de ruissellement leur confèrent un rôle d'indicateur biologique d'autant plus intéressant qu'ils sont aisément manipulables.
